ADANSONIA, sér. 2, 13 (4) 483-494, 1973.

MORPHOGÉNÈSE DU MANIOC, *MANIHOT ESCULENTA* CRANTZ (EUPHORBIACÉES-CROTONOIDÉES) : ÉTUDE DESCRIPTIVE

par Roger MÉDARD

RÉSUMÉ : L'appareil aérien de *Manihot esculenta* est constitué d'une succession d'articles. Chacun d'entre eux est élaboré au cours d'une séquence de fonctionnement du méristème apical :
— élaboration d'un axe végétatif à deux hélices foliaires;
— puis transformation en méristème inflorescentiel avec développement des trois derniers bourgeons axillaires qui subissent la même évolution.

SUMMARY : The aerial apparatus of *Manihot esculenta* consists of a succession of articles. Each of them is elaborated during a functionning sequence of the apical meristem :
— elaboration of a vegetative axis with two foliar helices;
— then transformation into floral meristem with development of the last three axillary buds which undergo the same evolution.

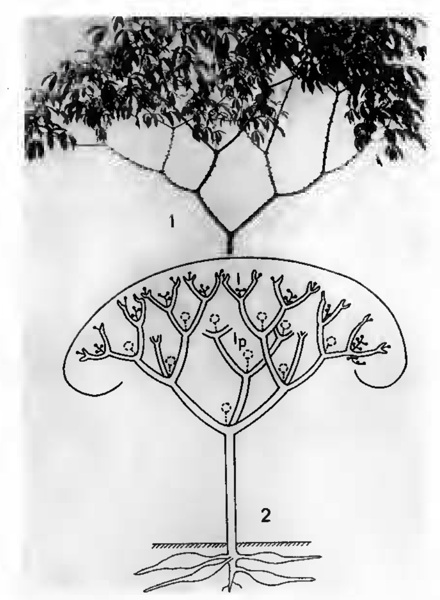
***

Manihot esculenta Crantz est une plante abondamment cultivée dans toutes les régions tropicales humides de basse altitude. Ses racines tubérisées sont très utilisées pour l'alimentation humaine; elles entrent dans la fabrication d'aliments pour le bétail, en particulier en Europe occidentale (Allemagne Fédérale, Pays-Bas). Ses jeunes pousses peuvent être également consommées (Saka-Saka du Congo Brazzaville).

A l'état sauvage le genre *Manihot* est localisé en Amérique du Sud et en Amérique Centrale. A l'intérieur de cette aire, il existe deux centres de spéciation, l'un au nord-est du Brésil, l'autre au sud-ouest du Mexique (ROGERS 1963). De nombreuses hypothèses sont formulées quant à l'origine de sa culture.

La multiplication est assurée par bouturage; la reproduction sexuée, aléatoire, est uniquement utilisée pour l'obtention de nouveaux clones et l'amélioration de l'espèce. Dans ce qui suit il s'agira toujours, sauf indications contraires, de manioc issu de bouture; les particularités morphogénétiques des pieds issus de graine seront indiquées.

Cette plante, de réelle importance économique, a intéressé des chercheurs très divers, botanistes, agronomes, généticiens, virologues, sociologues, anthropologistes.



Pl. 1. — **1**, partie supérieure d'un pied âgé d'un an; **2**, architecture d'un pied de manioc (*I* inflorescences; *Ip* inflorescences passées).

De Candolle (1886) puis d'autres auteurs dont Rogers, ont soulevé le problème de l'origine de la culture du manioc.

L'anatomie a été décrite par Viegas (1940).

La croissance et l'amélioration de la productivité firent l'objet de travaux de différents groupes de chercheurs dont COURS et ses successeurs à Madagascar, CORREIA et FRAGA (1945) au Brésil, WILLIAMS et CHAZALI (1968) en Malaisie, FRANÇOIS (1958) et PYNAERT (1951) en Afrique.

Les différents procédés culturaux ont été comparés par MENDES (1941) et par MIÈGE (1957).

La mosaïque, principale maladie de la plante, a suscité les travaux de KITAJIMA et COSTA (1964), KITAJIMA, WETTER, OLIVERRA, SILVA et COSTA (1965) au Brésil, JENNINGS (1957, 1960) et NICHOLS (1977) en Afrique de l'Est.

De nombreux auteurs, de CORREIA (1947) à DE BRUIJN (1971) ont étudié le caractère cyanogénétique et ses variations.

INDIRA et S. K. SINHA (1970) ont abordé le problème de l'initiation et du développement des tubercules, BOLHUIS (1966) celui de l'influence de la photopériode sur la tubérisation.

La stérilité des fleurs mâles a été étudiée successivement par J. et M. N. MIÈGE (1954) et MAGOON, JOS et VASUDEVAN (1967).

La morphologie de la plante et son mode de croissance semblent n'avoir jamais fait l'objet d'une étude approfondie, c'est ce qui justifie le présent travail.

Les observations qui suivent ont été faites sur des clones de manioc prélevés dans les cultures de la région de Brazzaville et en particulier la variété appelée localement « moundele pakou ».

ARCHITECTURE :

Le manioc est un arbrisseau de 4 à 5 m, mais qui, en culture, n'en dépasse pas 3 à 4. Chaque bouture donne une ou plusieurs tiges; leur nombre dépend de l'état de la bouture et de l'angle que fait celle-ci avec le sol.

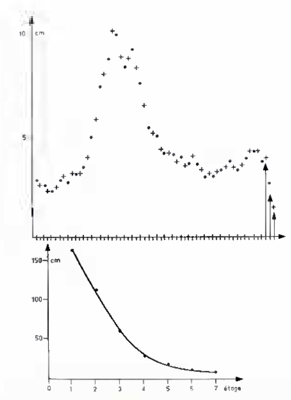
A une hauteur variable — suivant les clones, les conditions de culture (richesse du sol en azote, ensoleillement) le niveau d'origine de la bouture sur le pied-mère ces axes se ramifient : les trois méristèmes végétatifs axillaires les plus apicaux séparés par des entrenœuds très courts donnent trois nouveaux axes. Cette fourche n° 1 porte une ébauche d'inflorescence.

Après un certain développement, chaque « branche » donne une nouvelle fourche semblable à la précédente et ainsi de suite : on peut observer jusqu'à une dizaine de ramifications successives.

L'appareil végétatif aérien du manioc appartient au modèle architectural de LEEUWENBERG tel qu'il est défini par F. HALLÉ et R. A. A. OLDEMAN (1970).

De nombreuses Euphorbiacées présentent une architecture comparable, par exemple *Euphorbia dendroides*, *Euphorbia leucocephala*, *Jatropha curcas*, *Jatropha gossypifolia*, *Ricinus communis*, *Manihot glaziovii*, *Croton hirtus* (F. HALLÉ et R. A. A. OLDEMAN 1970).

Après une phase de croissance végétative plus ou moins longue, chaque



Pl. 2. — 1, variation de la longueur des entrenœuds sur chacune des deux hélices foliaires du premier article. Une hélice a été représentée en pointillé l'autre par des croix; 2, variation de la longueur de l'article en fonction du numéro d'ordre d'apparition.

méristème aérien devient inflorescentiel; corrélativement les trois méristèmes végétatifs latéraux les plus proches de l'apex se développent et suivent la même séquence de différenciation (Pl. 4).

Les deux phénomènes, ramification et floraison, sont parfaitement synchrones. G. Penon (1971) a fait sur une autre Euphorbiacée, *Hura crepitans*, des observations similaires : « On peut relever quatre processus simultanés :

— arrêt de l'activité des deux centres générateurs de feuilles;

— transformation (facultative) en fleur femelle du bourgeon situé à l'aisselle de la dernière feuille produite par chaque hélice;

— transformation (constante) de l'axe végétatif en axe inflorescentiel mâle;

— débourrage des bourgeons situés à l'aisselle des feuilles ultimes. »

Il est impossible, dans l'état actuel des connaissances, de préciser quel est le phénomène déterminant.

Parmi les plantes appartenant au modèle de Leeuwenberg, il en

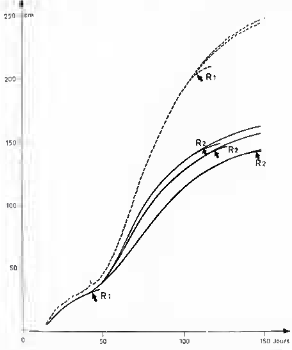
existe (*Tabernaemontana crassa*) chez lesquelles les premières ramifications apparaissent sans transformation du méristème végétatif en méristème inflorescentiel (M. F. PRÉVOST, 1969).

Un axe, de quelque ordre qu'il soit, terminé par une ramification et portant une ébauche d'inflorescence, constitue un article. Cette définition est proche de celle donnée par M. F. PRÉVOST (1967) reprise par F. HALLÉ et R. A. A. OLDEMAN (1970).

Dans cette structure les articles successifs diffèrent des uns des autres par leur longueur, le nombre de feuilles qu'ils portent, le développement atteint par leur inflorescence terminale : la taille de l'article, le nombre des feuilles et la surface foliaire diminuent avec le numéro d'ordre (Pl. 2). La décroissance est variable suivant les clones (MIÈGE, 1958). Il existe deux exceptions à cette règle :

— un article d'ordre élevé (n + 1) peut être plus long que l'article d'ordre *n*, s'il se développe au cours d'une saison beaucoup plus favorable à la croissance végétative;

— l'article n° 1 peut être beaucoup plus court que l'article n° 2 si la bouture dont il est issu a été prélevée loin de la base du pied (Pl. 3).



Pl. 3. — Courbes de croissance de deux pieds issus de boutures : en pointillé, pied de manioc typique; en trait plein, pied de manioc présentant un premier étage très court, la première ramification etant intervenue après le premier ralentissement de croissance : R_1 R_2 ramifications.

Ce schéma général doit être amendé :

— certains clones ne ramifient pas;
— le nombre « d'axes » portés par chaque fourche dépend entre autres, de la « vigueur » de la plante. D'une part pour une ramification très précoce, et, d'autre part, pour des ramifications d'ordre élevé, il apparaît un ou deux axes seulement.

De plus, à la suite de traumatismes ou de causes inconnues, l'inhibition apicale sur les bourgeons latéraux peut être levée; les axes ainsi formés se développement normalement. Cette levée d'inhibition, fréquente sur les pieds très âgés, se produit également sur les pieds jeunes à la base du premier article, et ce aussi bien sur les pieds issus de bouture que sur les pieds issus de graine.

LES FEUILLES, DISPOSITION :

Tous les axes présentent deux hélices folaires réalisant une phyllotaxie d'indice 2/5. Les sens de rotations des hélices foliaires sont différents suivant les articles, même lorsqu'il s'agit d'articles de même niveau.

La longueur des entrenœuds de l'axe nº 1 est variable comme l'indique la planche 2. Le premier « télescopage » des entrenœuds correspond à la zone où les bourgeons ont une tendance marquée à l'émission d'axes latéraux. Les entrenœuds séparant les bourgeons qui donnent les ramifications ne subissent aucune élongation.

Sur les articles suivants, les entrenœuds sont proportionnellement plus grands; les premiers sont très longs; ensuite leur taille diminue et passe par un minimum au 2/3 de l'axe.

Le limbe des feuilles est profondément divisé. Certaines variétés présentent des lobes complètement séparés en folioles pourvues de petits pétiolules.

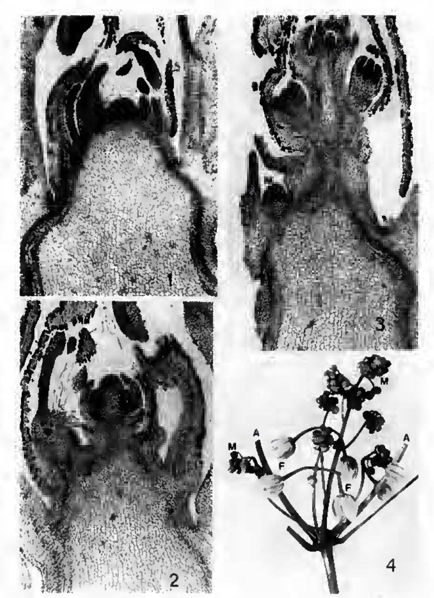
Le nombre des lobes d'une feuille dépend de son niveau d'émission : sur les pieds issus de boutures ce nombre de 3 à 4 à la base augmente de 7 à 11 puis diminue et tend vers 1. Par ailleurs les feuilles qui précèdent et qui suivent une ramification possèdent un nombre de lobes très faible.

Les premières feuilles portées par les pieds issus de graine sont simples.

Il semble que le nombre des lobes et la surface des feuilles soient en rapport avec le diamètre de l'axe émetteur.

La forme des lobes folaires varie avec les clones et aussi avec le milieu (GRANER, 1942) : pour une variété déterminée c'est dans les conditions de croissance optimale que la largeur relative est la plus grande.

Manihot esculenta Crantz est sempervirent; la chute des feuilles est progressive du bas vers le haut de telle sorte que la plante présente une voûte feuillée hémisphérique.



Pl. 4. — **1, 2, 3,** évolution du méristème apical : **1,** méristème végétatif; **2,** méristème en voie de transformation; **3,** méristème inflorescentiel : *M*, des méristèmes latéraux dont le développement va donner naissance à un nouvel axe; **4,** inflorescence : *A*, axe végétatif; *F*, fleurs femelles; *M*, fleurs mâles.

LES BOURGEONS AXILLAIRES :

Chaque feuille axille un bourgeon présentant toujours un méristème à l'état végétatif.

Sur un axe en croissance, la dissection des bourgeons axillaires nouvellement formés montre qu'il existe :

— 3 à 4 ébauches foliaires dans les bourgeons les plus récents;
— et 7, 8 ou 9 dans les plus âgés.

Le développement de ces bourgeons se poursuit quelque temps après leur formation avant d'être complètement inhibé.

La section d'un axe lève cette inhibition apicale et provoque non seulement la reprise de fonctionnement de plusieurs bourgeons situés au-dessous de la section, mais parfois également celle des derniers bourgeons de l'article précédent. Dans ce deuxième cas on ne peut préciser s'il y a eu une mauvaise transmission du facteur inhibiteur ou si ces bourgeons présentaient dès leur formation un état physiologique particulier.

Le bourgeon axillaire est encadré par deux massifs méristématiques situés légèrement au-dessous de celui-ci. Leur rôle sera envisagé plus loin.

LA CROISSANCE DES AXES :

Le fonctionnement du méristème terminal est continu. La courbe de croissance des pieds issus de bouture est une courbe en S qui présente un léger accident dû à l'utilisation des réserves contenues dans la bouture.

Vraisemblablement la première zone de « raccourcissement » des entrenœuds correspond au premier ralentissement consécutif à l'épuisement des réserves.

Dans les conditions les plus favorables la vitesse de croissance peut atteindre 4 cm par 24 heures. Son ralentissement coïncide avec l'apparition des ramifications. A ce moment-là, cependant, la courbe ne présente pas de rupture de pente, le développement des ébauches latérales prend immédiatement le relais du méristème terminal.

La croissance en épaisseur après une brève phase d'auxèse, est due au fonctionnement d'un cambium libéro-ligneux. A environ 4 cm de l'apex le fonctionnement de ce cambium est particulièrement important au niveau des faisceaux cribro-vasculaires. Les 5 crêtes longitudinales visibles extérieurement s'accentuent dans un premier temps puis tendent à disparaître par uniformisation des taux de division cellulaire dans le cambium.

A une dizaine de centimètres de l'extrémité apicale les premiers vaisseaux du xylème secondaire se différencient entre les faisceaux cribro-vasculaires.

LA SEXUALITÉ :

Au niveau de la ramification on observe toujours la transformation du méristème apical végétatif en méristème inflorescentiel.

Seules les inflorescences d'ordre élevé atteignent un développement complet. Celles qui sont portées par les articles n° 1 et n° 2 avortent le plus souvent. La précocité de la floraison est en partie fonction du niveau d'origine de la bouture souche; si cette dernière a été prélevée près de la base de la tige, la floraison est tardive.

L'inflorescence est un groupe de 4 grappes simples ou composées présentant une croissance limitée.

Les fleurs sont unisexuées. Cependant il existe parfois des fleurs femelles avec des staminodes plus ou moins parfaitement constituées (Miège, 1959).

Le nombre de fleurs mâles est toujours plus élevé que celui des fleurs femelles (en moyenne 10 fleurs mâles pour 1 fleur femelle). Les fleurs femelles sont toujours situées à la base des inflorescences et plus nombreuses sur les axes latéraux; les articles d'ordre peu élevé n'en portent généralement pas.

Les fleurs mâles sont constituées d'un calice de 5 sépales et de 2 verticilles d'étamines insérées entre les lobes du disque (les fleurs mâles de certains clones sont stériles) (Miège, 1954; Magoon, 1968). Ce caractère est très utilisé pour obtenir des hybrides sans castration ni pollinisation artificielle (Dulong, 1971).

Dans les fleurs femelles, à l'intérieur d'un cycle périanthaire identique, l'ovaire triloculaire contient un ovule par loge, le disque est hypogyne.

L'anthèse des fleurs mâles précède de 2 à 5 jours celle des fleurs femelles d'une même inflorescence.

Le fruit est une capsule tricoque s'ouvrant par 6 valves et libérant 3 graines caronculées, à albumen charnu.

La germination des graines est aléatoire; les pourcentages de réussite oscillent entre 3 et 56 % (Dulong, 1971).

Les maniocs non ramifiés ne fleurissent pas.

L'importance de la fructification augmente avec l'âge au début de la vie de la plante puis diminue.

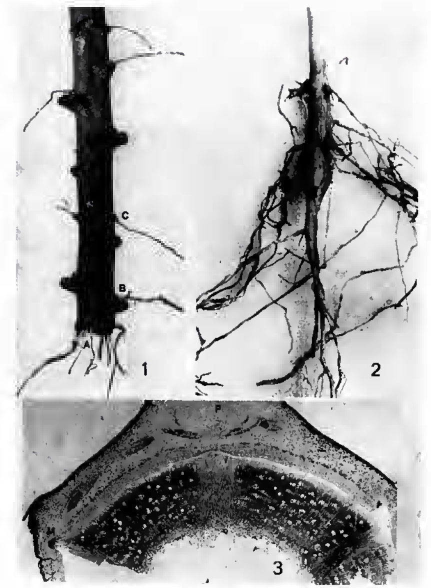
L'APPAREIL RACINAIRE :

A la germination, la radicule donne un pivot qui émet des racines secondaires plagiotropes habituellement réparties en deux ou trois niveaux préférentiels (Pl. 5).

Sur les boutures il apparaît des racines en « rosette » sur le bord de la section inférieure et de part et d'autre des bourgeons axillaires des nœuds les plus proches de la section (Pl. 5). Ces dernières se développent à partir de méristèmes préformés. Les racines situées près de la section se forment à partir de la zone cambiale libéro-ligneuse.

La tubérisation peut affecter n'importe quelle racine, y compris le pivot orthotrope des plantules issues de graine.

Les réserves sont essentiellement constituées par de l'amidon (70 à 90 % du poids sec de la racine). Il se trouve en grandes quantités dans un parenchyme amylifère cellulosique très développé et provenant du fonctionnement du cambium et parsemé de massifs de petits vaisseaux entourés



Pl. 5. — **1,** système racinaire d'une bouture : *A*, racines formées près de la section inférieure; *B*, racine produite par le développement d'un bourgeon axillaire; *C*, racine produite par le développement d'un des méristèmes préformés situés au niveau des stipules; **2,** système racinaire d'une jeune plantule; **3,** coupe au niveau d'un nœud. (*P*, base du pétiole; *F*, faisceau cribro-vasculaire foliaire; *M*, méristème préformé générateur de racine lors du bouturage.)

de quelques cellules lignifiées (Miège et Obaton, 1954). Les cellules des rayons libériens et celles du parenchyme cortical en contiennent aussi.

Indira et Sinha (1969) pensent que si la tubérisation est liée à l'initiation de la croissance secondaire des racines, elle n'est pas en rapport avec les changements se produisant dans le méristème apical.

En ce qui concerne la production de racine, le manioc est typiquement une plante de jours courts. La photo-période optimale est 12 heures (Bolhuis, 1966).

L'architecture de l'appareil racinaire n'est pas comparable à celle de la partie aérienne. La différenciation souterraine en pivot orthotrope et racines latérales plagiotropes (Pl. 5) s'oppose à la complète équivalence des articles aériens.

Manihot esculenta Crantz est une plante de culture facile. Elle présente des capacités de régénération remarquables et très connues : le pourcentage de reprise des boutures convenablement choisies est proche de 100 %.

Par contre, on ignore plus fréquemment la facilité de réalisation de greffe intraspécifique ou extraspécifique avec le *Manihot glaziovii.*

La croissance de l'appareil aérien est rapide; huit mois environ après le bouturage on peut récolter des graines.

La facilité de culture, les grandes possibilités de multiplication végétative et de greffe, la vitesse de croissance font du manioc un bon matériel expérimental. C'est pourquoi il nous a paru intéressant, compte tenu de l'importance économique du manioc au Congo, d'entreprendre une étude complète de la morphogénèse de cette plante. L'approche descriptive ayant été envisagée ci-dessus nous présenterons ultérieurement des résultats expérimentaux concernant le fonctionnement des méristèmes primaires de l'appareil aérien, les phénomènes de floraison et de ramification.

BIBLIOGRAPHIE

Bolhuis, G. C. — Influence of length of the illumination period on root formation in Cassava. Neth. J. Agric. Scient. **14** 4 : 251-253 (1966).

Correia, F. A., Fraga, G. G. — Tecnologia da mandioca. Bragantia **5** : 213-237 (1945).

Cours, G. — Le manioc à Madagascar (1951).

De Bruijn, G. H. — Étude du caractère cyanogénétique du manioc. Communication de l'Université Agronomique de Wageningen, Pays-Bas : 71-13 (1971).

De Candolle, A. — Origins of cultivated plants, ed. 2 (1886).

Dulong, R. — Le manioc à Madagascar. L'Agronomie tropicale **22**, 8 : 791-829 (1971).

François, E. — Le manioc, sa production et son utilisation. Rev. Bot. Appl. (204-205) 533-572 ; Concluded **18** (206) : 682-707 **18** : (1938).

Graner, E. A. — Genetica de *Manihot*. Bragantia Campinas 2-1 : 13-22 (1942).

Hallé, F. et Oldeman, R. A. A. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Monographie Masson et Cie (1970).

Indira, P. et Sinha, S. K. — Studies on the initiation and development of tubers in *Manihot esculenta* Crantz. Indian J. Plant. Physiol. **13** (1) : 24-39 illus. (1970).

Jennings, D. L. — Further studies in breeding Cassava for virus resistance. East African Agricultural Journal. **22**, 4 : 213-219 (1957).

— Observations on virus diseases of Cassava in resistant and susceptible varieties. II Brown streak disease. Empire Journal of Experimental Agriculture **28**, 3 : 261-270 (1960).

KITAJIMA, E. W. et COSTA, A. S. — Elongated particles found associated with cassava brown streak. East African Agricultural and Forestry Journal. 28-31 (1964).
KITAJIMA, E. W., WETTER, C., OLIVEIRA, A. R., SILVA, D. M. et COSTA, A. S. — Morfologia do virus do Mosaico comun da mandioca. Bragantia **24**, 21 : 247-260.
KITAJIMA, E. W. et COSTA, A. S. — Particulas esferoidais ao virus do Mosaico das nervuras da mandioca. Bragantia **25**, 18 : 211-221 (1966).
MAGOON, M. L., JOS, J. S. et VASUDEVAN, K. N. — Male sterile cassava. Nucleus **11**, 1 : 1-6 (1968).
MENDES, C. T. — Contribuicao para o estudo da mandioca. Sao Paulo 99 p. (1940).
MIÈGE, J. et MIÈGE, M. N. — Recherche sur la stérilité chez le manioc. Revue de Cytologie et de Biologie végétale **15**, 3 : 179-194 (1954).
MIÈGE, J. et OBATON, M. — Comportement anormal de la tubérisation chez un clone de manioc. Journ. d'Agr. trop. et de bot. appl. **1**, 10-12 : 407-413 (1954).
MIÈGE, J. — Essais culturaux sur le manioc. Journal d'agr. trop. et de bot. appl. **4**, 9-10: 402-441 (1957).
— Variétés éburnéennes de Manioc à lobes foliaires arrondis et présentant une excroissance. Journ. d'agr. trop. et de bot. appl. **11** (1958).
— La staminodie chez le Manioc en Côte d'Ivoire. Revue de Cytologie et de Biologie végétales **20**, 3 : 163-185 (1959).
NICHOLS, R. F. N. — Breeding cassava for virus resistance. East African Agricultural Journal **12**, 3 : 184-194 (1947).
PENON, J. — Sur l'existence possible d'une corrélation morphogénétique entre les rameaux végétatifs et les organes reproducteurs d'une Euphorbiacée intertropicale arborescente, *Hura crepitans*. C. R. Acad. Sc., **273** : 1186-1189 (1971).
PYNAERT. — Le manioc. Publ. de la Direction de l'Agriculture, Bruxelles (1951).
PRÉVOST, M. F. — Arrêts méristématiques chez *Tabernaemontana crassa* Benth. Rapport O.R.S.T.O.M. Abidjan, 62 p. (1967).
ROGERS, D. J. — Studies of *Manihot esculenta* Crantz and related species. Bull. Torrey Bot. Club **90** : 43-54 (1963).
VIEGAS, A. P. — Anatomia da parte vegetative da mandioca. Inst. Agron. do Est. S. Paulo. Bol. Te **74** : 1-32 (1940).
WILLIAMS, G. N. et CHAZALI S. M. — Growth and productivity of tapioca. Leaf characteristics and yield. Expl. Agric. **5** : 183-194 (1969).

École Supérieure des Sciences,
B.P. 69 - BRAZZAVILLE.